

III. СРАВНИТЕЛЬНАЯ ГЕНЕТИКА РАСТЕНИЙ

РАЗЛОЖЕНИЕ СОРТОВЫХ ПОПУЛЯЦИЙ РЕДИСА ПУТЕМ ИНБРИДИНГА

С. П. Нарбут

Сорта редиса, перекрестно опыляющиеся растения, воспроизводятся путем скрещивания и являются типичными полиморфическими популяциями. В таких популяциях при продолжительной селекции прогресс идет в направлении возникновения и распространения многообразных генотипов, тесно пригнанных друг к другу, — по пути создания системы кодаптивированных генотипов. При скрещивании их между собой эта система поддерживается, т. е. воспроизводятся генотипы, равнозначные родительским.

Нами проведено изучение структуры некоторых сортовых популяций редиса методом инбридинга.

Из литературы известны лишь немногочисленные данные о разложении сортов редиса инбридингом. Большинство работ посвящено изучению признаков фертильности и автофертильности (Kakizaki и Tadaiuki, 1933; Шебалина, 1936; Murabaa, 1957; Oelke, 1957; Tatebe, 1957; Нарбут, 1961a). Семпсон (Sampson, 1957) и Путрамен (Putramen, 1960) использовали инбридинг в целях изучения генетики самонесовместимости и самостерильности редиса.

По данным М. А. Шебалиной (1936) и нашим (Нарбут, 1961a), фертильность и автофертильность в популяциях сортов редиса показывают весьма широкий диапазон изменчивости, в силу чего вычлениются формы от совершенно стерильных до высокоавтофертильных. По этим признакам вскрываются различия не только между растениями одного сорта, но и между сортами.

При инбридировании нескольких сортовых популяций редиса нами (Нарбут, 1961b) отмечена их высокая гетерогенность по степени фертильности и автофертильности, а также положительная связь между плодовитостью растений при свободном цветении и степенью автофертильности. В инбредных потомствах по признаку автофертильности была показана значительная гетерозиготность сортов популяций. С падением гетерозиготности, вызываемой инбридингом, в поколениях I_1, I_2 и других наблюдалось снижение плодовитости. В ряде линий, начиная с I_3 , отмечена заметная эффективность отбора на автофертильность.

Из этих же исследований следует, что свободное опыление I_1 и I_2 хотя и повышает значительно плодовитость в потомстве, однако по-

ностью не снимает депрессии по этому признаку. Лишь у сортов с большей склонностью к самоопылению, как, например, Ледяная сосулька, плодовитость в I_3 восстанавливалась почти до уровня сорта.

Что касается характеристики потомств от инбридинга у редиса по другим признакам, в литературе имеются лишь отдельные замечания. Например, В. С. Федотов (цит. по Писареву, 1935) наблюдал, что инбридинг у сорта Ледяная сосулька проходит без явной депрессии. Из данных М. А. Шебалиной (1936) также известно, что потомства I_1 многочисленных форм редиса не проявляют депрессии.

В настоящем сообщении рассматриваются данные, полученные нами от разложения методом многократного инбридинга (авто- и гейтеногамией), ведущегося с 1956 г., трех сортов - популяций редиса: Вировский белый, относящийся к китайской экологической группе Сакса и Ледяная сосулька, принадлежащие к европейской группе. Все эти сорта, в обычных условиях обладающие достаточно высокой жизнеспособностью и являющиеся фенотипически однородными, по своей генетической структуре оказались весьма сложными.

Характер гетерозиготности особей. В инбредном потомстве отдельных растений в I_1 , I_2 и даже в I_3 обнаружилось большое разнообразие форм, наблюдалось расщепление по многим признакам и свойствам, и в первую очередь по фертильности и автофертильности (рис. 1). Особенность строения генеративных органов и фертильность играют важное значение в поддержании сортов-популяций. Они являются тем барьерным механизмом, который расстраивается инбридингом, что нарушает целостность популяции как системы. Вследствие этого при инбридинге в первую очередь мы и встречаемся с нарушением строения генеративных органов и изменением степени фертильности.

По признаку автофертильности в сортовых популяциях редиса обнаружена весьма высокая гетерозиготность особей и гетерогенность биотипического состава популяции. В инбредных потомствах отмечена значительная генотипическая изменчивость, позволяющая вести отбор по данному признаку (Нарбут, 1961а). В потомстве выделены формы от полностью автофертильных до полностью автостерильных и стерильных при перекрестном опылении.

Растения изучаемых сортов при инбридинге обнаружили высокую гетерозиготность по многим морфологическим признакам: строению семядолей, структуре стебля, форме и строению листьев, форме, размеру и окраске корнеплода и венчика (табл. 1), физиологическим показателям и другим признакам.

В потомстве от растений с доминантной фиолетовой окраской корнеплода или венчика выщеплялись растения, имеющие розовую (рецес-

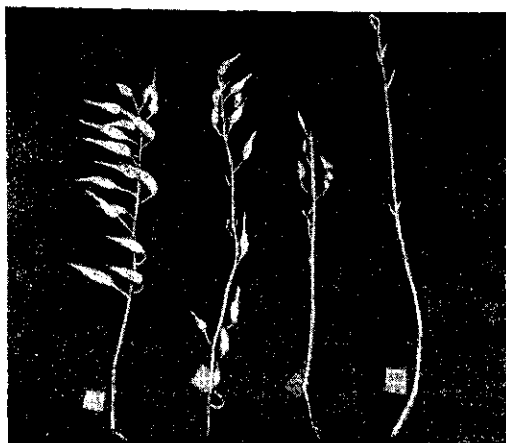


Рис. 1. Различная степень автофертильности растений сорта Вировский белый.

¹ Классификация Е. Н. Синской (1931).

Окраска корнеплода и венчика сортов редиса и их инбредных потомств

Сортовая популяция	Окраска корнеплода		Окраска венчика	
	сорта	инбредных потомств	сорта	инбредных потомств
Вировский белый	Белая	Темно-фиолетовая, фиолетовая, сиреневая, темно-красная, малиново-красная, розовая, белая	Фиолетовая	Темно-фиолетовая, фиолетовая, сиреневая, ярко-розовая, розовая, белая
Сакса	Красная	Фиолетовая, красная, розовая, бледно-розовая, белая	Розовая	Сиреневая, красная, ярко-розовая, бледно-розовая, белая
Ледяная сосулька	Белая	Белая	Белая	Сиреневая, белая с фиолетовым оттенком, белая, кремовая

сившую к фиолетовой) окраску, или растений с белой окраской (рецессивной по отношению к розовой). В ряде случаев в потомстве от растений с белой окраской корнеплода или венчика наблюдаются растения с различными доминантными окрасками (фиолетовая, сиреневая), что свидетельствует о сложном генетическом контроле окраски корнеплода.



Рис. 2. Расщепление по форме и размеру корнеплода в семье F_2 сорта Вировский белый.

растения альбиносы, с полудетальным — растения с воронковидными мядолями, с сильно редуцированными пластинками листьев, растения простыми, узкими, длинными, ланцетовидными листьями розетки и большинство карликовых растений. Очевидно, возникшие в популяции вредные рецессивные мутации, которые сохранялись в сорте в гетерозиготном состоянии, выщепились при гомозиготизации, вызванной инбридингом. Составляя разнообразие форм редиса, полученное нами в инбридных семьях с данными, полученными авторами на других объектах, можно видеть черты сходства в наблюдаемом фенотипическом разнообразии (гомозиготическую изменчивость).

Гетерогенность сортов редиса. С гетерогенностью сортов редиса мы постоянно сталкиваемся, когда наблюдаем расщепление в индивидуальных потомствах инбридных

семей. В инбредных потомствах выщепились как сформировавшиеся мутации, так и нормальные, жизнеспособные растения с варьирующими признаками. В инбредных семьях, полученных от растений с сильно укороченным стеблем (до 2–3 см) или ланцетовидными (Нарбут, 1961а), формируются растения с сильно укороченным стеблем, с увядающими или желтеющими листьями, растения с измененной формой и размером корнеплода (рис. 2) и др.

Многие из появившихся инбридных форм представляют собой изменения структурных признаков типа уродливых и сопряжены с летальным или полудетальным эффектом. С летальным исходом би-

получаемых от разных растений одной и той же популяции. Подобное явление мы наблюдали и при расщеплении потомств редиса по автофертильности, окраске венчика, корнеплода и другим признакам.

Отдельные растения популяции редиса дают разный характер расщепления в потомстве, так как одно растение не включает весь генетический фонд популяции, а является лишь ее составным элементом. Поэтому опыление между ограниченным числом особей не обеспечивает потомству сортовую типичность (Синская, 1958), а приводит к расщеплению. В результате в продуцированной таким образом популяции обычно имеет место то же, что и при инбридинге в F_1 . Подобные факты наблюдались нами при размножении сортов редиса на изолированных участках, где в переопылении участвовало всего 15—20 растений сорта. В потомстве наблюдалось расщепление по окраске венчика, фертильности и другим признакам. Эти факты указывают, что несколько перекрестно-опыляющихся растений не могут воспроизвести сорт и позволяют судить о роли численности сортовой популяции, необходимой для сохранения ее как фенотипически однородной системы.

Очевидно, чем богаче популяция, тем большее число особей должно участвовать в воспроизведении сорта. Данный вопрос, с нашей точки зрения, представляет значительный интерес для селекции и семеноводства растений. При гибридизации это в какой-то мере учитывается, так как пыльца зачастую собирается от многих растений. Однако при поддержании сортовых популяций перекрестноопыляющихся растений численность особей не всегда принимается во внимание. Речь идет в первую очередь о репродукции семян овощных растений с большим коэффициентом размножения и требующих для выращивания больших площадей питания (редис, капуста, брюква, свекла, морковь и др.). Репродукция семян сортов таких растений часто проводится на изолированных участках при небольшом числе особей. Нередко в этих случаях переопыляются между собой всего 2—5 растений сорта. В итоге генетический фонд такой сортовой популяции постепенно обедняется, и воспроизвести себя она не может, а явление гетерозиса, столь характерное для любой хорошо сбалансированной природной популяции, фактически не используется. Поэтому, когда основой селекции служит количественно обедненный исходный материал, эффективность ее на некоторые признаки оказывается низкой.

Таким образом, сортовые популяции редиса нам представляются как хорошо сбалансированные буферные системы, в которых фенотипическое единообразие, или сортовая типичность, и высокий уровень жизнеспособности (гомеостаз) создаются и поддерживаются дутбридизмом и отбором на основе действия ряда генетических механизмов, как то: гетерозиготности особей и гетерогенности состава популяции.

Выделение инбредных линий. В силу относительно несложной генетической структуры некоторых признаков было достигнуто в сравнительно короткий срок выделение инбредных гомозиготных линий. Из сорта Вировский белый получены линии: с белым корнеплодом и розовым венчиком (типичная окраска корнеплода сорта — белая, венчика — фиолетовая), с розовым корнеплодом и розовым венчиком, с рассеченными листьями (у сорта лист розетки нерассеченный), с гигантским венчиком, штамбовая линия с фиалковыми листьями, а также с очень длинными междоузлиями и с более высокой потребностью в калии и т. д.

Из сорта Сакса с типичной красной окраской корнеплода и розовым венчиком выделены линии: с белым венчиком, с увядающими листьями

(рис. 3), с гофрированным венчиком, с желто-зелеными листьями, красностебельные и др.

Значительно меньше линий получено от сорта Ледяная сосулька с белой рецессивной окраской корнеплода и венчика. Этот сорт вообще отличается меньшим разнообразием форм в потомствах инбридинга, что, очевидно, указывает на его меньшую гетерозиготность. От этого сорта получены линии с кремовым венчиком, крупным стручком, нормально продуктивная линия с лепестками, сростающимися с тычиночными нитями, линия с варьирующим числом семядолей.



Рис. 3. Растения линии I_0 сорта Сакса.
а — с увядающими листьями; б — с нормальными листьями.

В итоге следует, что каждая из исследованных нами сортовых популяций имеет свою «норму» гетерозиготности, или свой оптимум гибридности (Mather, 1955).

Выделенные из популяции сорта инбредные линии характеризуются высоким единообразием по признакам, по которым шел отбор. Их фенотипическая и генотипическая однородность по этим признакам выше наблюдаемого единообразия исходной сортовой популяции. Об этом могут свидетельствовать данные сравнения окраски корнеплода у первого поколения двух реципрокных гибридов одних и тех же сортов, но в одном случае — межлинейных, а в другом — межсортовых (табл. 2). Родительские формы в обоих случаях отличаются фенотипи-

ческим единообразием. Между тем очевидно, что поддержание такого единообразия базируется на разных механизмах. В популяциях оно поддерживалось сбалансированностью системы и было разрушено системой скрещивания, тогда как гомозиготность линий при их скрещивании обеспечила потомству однородность за счет единообразной гетерозиготности по данному признаку.

Таблица 2

Степень однородности окраски корнеплода в первом поколении гибридов и родительских форм редиса (1962 г.)

Родительские формы и гибридные комбинации	Число растений в потомстве	В том числе с окраской корнеплода					
		белая	розовая	розовая с белым кончиком	красная	сиреневая	фиолетовая
Вировский белый	40	40	—	—	—	—	—
Сакса	42	—	—	—	42	—	—
Вировский белый × Сакса	54	—	9	—	5	1	39
Сакса × Вировский белый	44	—	1	5	3	6	29
1-269 (I ₄ Вировский белый)	33	33	—	—	—	—	—
1-57 (I ₄ Сакса)	34	—	—	—	34	—	—
1-269 × 1-57	48	—	—	—	—	—	48
1-57 × 1-269	36	—	—	—	—	—	36

Продуктивность гибридных линий. По продуктивности ряд выделенных линий незначительно уступал сортовой популяции, а иногда несколько ее и превышал. В качестве примера можно привести данные о сравнении продуктивности двух исходных инбредных семей (1/6 и 1/9), относящихся к одной и той же популяции сорта Сакса, с продуктивностью самого сорта (табл. 3).

Таблица 3

Сравнительная продуктивность инбредных линий и сорта редиса Сакса

Родитель- ские формы	Поклоение гибрида	Число ин- вий или семей сорта	Общая масса растения		Масса корнеплода	
			размах варь- рования	средний вес в г	размах варь- рования	средний вес в г
1960 г.						
1/6	I ₄	13	9,1—21,0	14,0	—	—
1/9	I ₄	10	8,6—16,0	11,2	—	—
Сорт	—	2	7,0—24,0	17,6	—	—
1961 г.						
1/6	I ₅	11	29,0—83,7	57,1	18,3—45,3	34,6
1/9	I ₅	14	31,8—71,6	44,9	16,6—40,4	24,3
Сорт	—	8	43,4—74,1	55,7	25,3—44,1	32,8
1962 г.						
1/6	I ₆	9	8,7—28,5	17,0	5,9—21,6	11,6
1/9	I ₆	12	8,5—19,6	13,4	5,7—12,6	8,2
Сорт	—	11	11,8—20,6	17,2	6,5—14,8	11,0

Данные о размахе варьирования веса общей массы растения и корнеплода показывают, что отдельные линии по продуктивности почти не уступают исходной сортовой популяции, что является следствием отбора на эти признаки.

Однако следует отметить, что с разрушением сбалансированной системы популяции инбридингом в инбредных потомствах резко снижается общий уровень жизнеспособности, в том числе и плодовитости. Степень снижения его в линиях разных популяций неодинакова. Более резкая депрессия наблюдается в линиях сортов, менее склонных к самоопылению и наиболее гетерозиготных (Вировский белый, Сакса), что вполне совпадает с выводами Мазера (1955), указывающего на существование

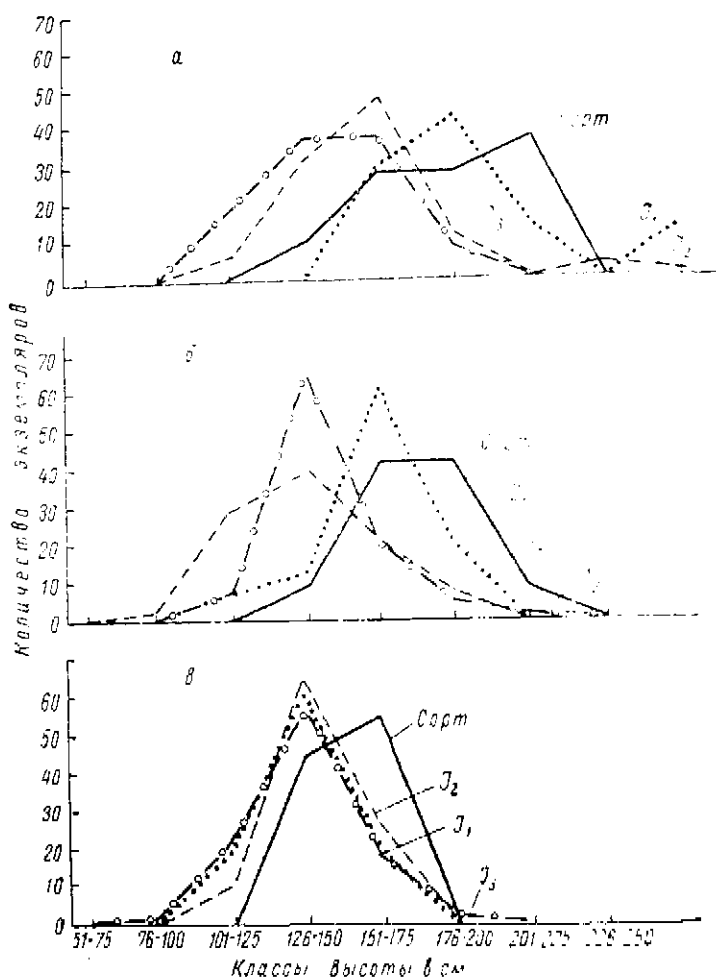


Рис. 4. Распределение растений инбредных потомств и сортов редиса по высоте.

а — Вировский белый; б — Сакса; в — Ледяная сосулька.

разного оптимума гибридности, связанного с размножением. Наблюдаемая в инбредных потомствах депрессия выражается главным образом замедленным развитием: растянутом прорастании семян (до 2-3 недель против 3-5 дней у сорта) и удлинении общего вегетационного периода. Наблюдается также снижение высоты семенных растений (рис. 4), общей массы растения и корнеплода. Инбредные потомства сорта Ледяная сосулька, который, по данным наших опытов, менее гетерозиготен по окраске венчика и корнеплода (табл. 1) и лучше приспособлен к самоопылению (Нарбут, 1961а), или вообще не показывают депрессии по

Таблица 4

Продуктивность сортов редиса и их инбредных потомств (1959 г.)

Доко- лени- е ин- брида	Общий вес растения в г			Вес корнеплода в г			Вес зеленой массы в г		
	$M \pm m$	σ	t	$M \pm m$	σ	t	$M \pm m$	σ	t
Ледяная сосулька									
Сорт	55,1 \pm 1,94	33,65		38,5 \pm 1,50	35,02		17,1 \pm 0,75	39,80	
I_1	61,3 \pm 5,72	45,55	1,5	45,7 \pm 3,65	38,80	1,8	19,1 \pm 2,00	50,03	0,9
I_2	62,5 \pm 3,41	41,49	1,9	34,3 \pm 1,99	44,44	1,6	28,8 \pm 1,60	42,22	6,6
I_3	55,3 \pm 0,91	46,40	0,1	36,7 \pm 0,64	49,23	1,1	19,7 \pm 0,34	48,43	4,0
Сакса									
Сорт	22,3 \pm 1,40	52,21		17,6 \pm 0,94	44,77		4,5 \pm 0,23	42,48	
I_1	14,9 \pm 0,35	35,47	4,4	12,0 \pm 0,85	44,31	4,4	2,9 \pm 0,26	50,60	4,9
I_2	17,0 \pm 0,73	49,32	3,6	11,5 \pm 0,53	52,73	5,7	5,9 \pm 0,17	31,54	5,0
I_3	8,8 \pm 0,29	37,83	8,1	6,7 \pm 0,24	41,22	9,8	2,1 \pm 0,09	48,54	10,0
Вировский белый									
Сорт	27,1 \pm 1,75	35,40		25,5 \pm 1,09	34,59		12,2 \pm 0,77	57,29	
I_1	25,7 \pm 0,86	36,81	2,8	17,0 \pm 0,91	43,01	2,7	8,7 \pm 0,37	27,24	2,8
I_2	15,3 \pm 0,51	32,84	12,9	11,0 \pm 0,81	47,64	11,6	4,9 \pm 0,23	40,82	9,2
I_3	14,0 \pm 0,18	35,70	13,1	4,9 \pm 0,75	50,60	15,6	5,3 \pm 0,41	26,94	7,9

продуктивности растения в фазе розетки, или обнаруживают ее, но менее резко (табл. 4).

Восстановление гетерозиготности скрещиванием инбредных линий. Выделенные нами инбредные линии были скрещены между собой. Известно, что F_1 от таких скрещиваний бывает фенотипически однороднее, чем исходная популяция сорта. По ряду признаков в зависимости от подбора линий часто наблюдается гетерозис. Однако уровень трансгрессирующего признака гетерозисного гибрида в наших опытах достигал лишь уровня исходной популяции и только в ряде комбинаций превышал его. Последнее и делает полезным практическое использование такого гибрида. Все это подтверждается данными, полученными при скрещивании родственных инбредных линий, т. е. линий, по происхождению относящихся к одной популяции (сорта Сакса или Вировский белый). Сравнение гибридов с родительскими линиями и с исходной сортовой популяцией по началу цветения — признаку, имеющему приспособительное значение, показало, что гетерозис наблюдается только по отношению к родительским линиям: большинство гибридов имеет уровень исходной сортовой популяции (табл. 5). Вместе с тем по вегетативным признакам, т. е. общей массе растения в фазе розетки и особенно массе корнеплода, эти же гибриды показывали гетерозис с высокой достоверностью ($t=3$) и в ряде случаев даже в сравнении с исходной сортовой популяцией (табл. 6).

На основании наших и литературных данных мы приходим к заключению, что, несмотря на возможность получения гетерозиса по некоторым признакам в F_1 у межлинейных внутрисортных гибридов, скрещиванием инбредных линий не удастся воспроизвести сорт редиса с присущим ему сбалансированным гетерозисом (Dobzhansky, 1952). Ведь гетерозис сорта-популяции, обеспечивающий высокий уровень жизнеспособности особей популяции на основе сбалансированной буферной системы гетерозиготности, достигается непрерывным длительным отбором и аутбридингом (Lerner, 1954).

Таблица 3

Начало цветения гибридов F_1 и инбредных родительских форм в сравнении с исходной сортовой популяцией редиса (1962 г.)

Поклоение	Родительские линии и комбинации скрещивания	Средняя дата цветения	Разница между началом цветения гибрида из инбредной линии и исходным сортом в днях
Сакса			
I_2	ЛС-337 (желто-зеленая)	16 VI	-6
I_2	ЛС-67 (увядающая)	21 VI	-5
F_1	ЛС-337 × ЛС-67	5 VII	-1
	ЛС-67 × ЛС-337	5 VII	-1
I_2	ЛС-361 (краснобелая)	VI	-5
F_1	ЛС-361 × ЛС-67	21 VI	11
	ЛС-67 × ЛС-361	21 VI	11

Варшавский базис

I_2	ЛВ-269 (краснобелая)	18 VI	1
I_2	ЛВ-271 (краснобелая)	25 VI	8
F_1	ЛВ-269 × ЛВ-271	18 VI	1
	ЛВ-271 × ЛВ-269	18 VI	1
I_2	ЛВ-269 (краснобелая)	18 VI	3
F_1	ЛВ-269 × ЛВ-271	18 VI	3

Таблица 4

Продуктивность F_1 межлинейных внутрисортных гибридов редиса (1962 г.)

Комбинации скрещивания	Общий вес растений				Результат за 1 м ²			
	Масса растений	число растений	масса плодов	число плодов	Масса растений	число растений	масса плодов	число плодов
ЛС-337 × ЛС-361	13,5 ± 0,81	87	123	163	7,2 ± 0,7	74	113	167
ЛС-67 × ЛС-337	20,8 ± 0,81	138	193	200	11,8 ± 0,61	123	187	217
ЛС-361 × ЛС-67	12,9 ± 1,03	83	83	118	7,3 ± 1,1	75	76	117
ЛС-67 × ЛС-361	18,7 ± 1,17	111	153	197	11,8 ± 0,87	117	183	199
ЛВ-269 × ЛВ-271	28,5 ± 2,03	116	130	614	16,2 ± 1,67	116	133	851
ЛВ-259 × ЛВ-271	24,9 ± 0,95	162	196	552	15,2 ± 0,73	156	372	4

Отсюда следует, что при использовании гетерозиса наиболее эффективными являются скрещивания инбредных линий, происходящих от разных сортов. Межлинейные гибриды от таких скрещиваний весьма часто обладают настолько значительным гетерозисом, в том числе и по ценным хозяйственным признакам, что намного превосходят не только родительские формы, но и сорта-популяции.

Итак, путем инбридинга удалось провести анализ генетической системы сортов типичного перекрестноопыляющегося растения редиса. Этот анализ показал, что растения сортов имеют высокую степень гетерозиготности, разную для различных сортов, обеспечивающую гетерозисный тип их развития. Применение инбридинга к растениям сорта резко снижает гибридность, а вместе с тем и присущий сорту гетерозисный тип развития. Разрушение оптимальной гибридности инбридингом или ограниченным опылением разрушает систему генотипов, составляющих сорт, а следовательно, и сортовую типичность.

ВЫВОДЫ

1. Изучение структуры трех сортов перекрестноопыляющегося растения редиса — Вировский белый, Сакса и Ледяная сосулька — вскрыло высокую гетерозиготность особей этих сортовых популяций и гетерогенность их состава.

2. Исследованные сорта имеют разную «норму» гетерозиготности, что определяет характер расщепления и степень депрессии в инбредных потомствах. Депрессия по продуктивности наименьшая у Ледяной сосульки и наибольшая у Вировского белого.

3. Из инбредных потомств фенотипически однородных сортов редиса выделены формы, резко различающиеся по признакам и свойствам: с своеобразной формой семядолей, листьев розетки, окраской и формой венчика и корнеплода и главное — разной степенью фертильности и автофертильности.

4. Сортовая типичность у редиса поддерживается постоянным аутбридингом и отбором на основе действия ряда генетических механизмов, одним из которых являются гетерозиготность особей и гетерогенность состава популяции.

ANALYSIS OF VARIETIES-POPULATIONS OF GARDEN RADISH (*RAPHANUS SATIVUS* L) BY MEANS OF INBREEDING

S. I. Narbut

The aim of this work was the study of the intravarietal structure of the garden radish which is a cross-pollinated plant. Heterozygosity of the individuals constituting the varieties-populations was demonstrated by means of inbreeding, the strains have been isolated from I_1 and I_6 widely differing in their morphological and physiological characters and in their fertility.

On the basis of the results of inbreeding and of the interstrain crosses, a conclusion was drawn that a varietal population is a system of coadapted heterozygous genotypes.

The optimal level of heterozygosity of the individuals in a population secures the heterotic type of development of the variety at a high level of homeostasis.

It is this heterotic type of development of the individuals which provides the stable and high yield of the variety-population.

ЛИТЕРАТУРА

- Нарбут С. И. 1961a. В сб.: Исследования по генетике, I. Изд. ЛГУ: 139—147.
Нарбут С. И. 1961b. В сб.: Межвузовская конференция по экспериментальной генетике, ч. I. Изд. ЛГУ: 113—114.
Нарбут С. И. 1961в. В сб.: Исследования по генетике, I. Изд. ЛГУ: 48—50.
Писарев В. Е. 1935. В сб.: Теоретические основы селекции, I: 597—646.
Синская Е. Н. 1931. Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции, XXVI.
Синская Е. Н. 1958. Вестник ЛГУ, 9: 52—61.
Шебалина М. А. 1936. Селекция кормовых культур, I. Л., Сельхозгиз, 3—114.
Dobzhansky T. 1952. Heterosis. Ed. W. Gowen, Chapter 13, Iowa St. Coll. Press: 218—224.
Kakizaki J. a. R. Tadayuki. 1933. J. heredity, 24, 9.
Lerner J. M. 1954. Genetic homeostasis. Edinburgh, Oliver a. Boud.
Mather K. 1955. Proc. Roy. soc. Ser. B., 915, 144: 143—150.
Murabaa A. J. 1957. Euphytica, 6, 3: 268—271.
Oelke J. 1957. Züchter, 27, 8: 358—369.
Putrament A. 1960. Acta soc. bot. Polon., 29, 2: 289—313.
Sampson D. R. 1957. J. heredity, 48, 1: 26—31.
Tatebe T. 1957. J. hort. assoc. Japan, XXVI: 21—27.